

## 温度对条斑紫菜丝状体生长发育的影响\*

任国忠 崔广法 费修纛 曾呈奎

(中国科学院海洋研究所)

李楚朴 刘清晨

(中国科学院南海海洋研究所)

条斑紫菜 (*Porphyra yezoensis* Ueda) 是我国北方紫菜种类中的主要人工养殖对象。要开展这种紫菜的人工养殖,首先必须培养好其丝状体,以便适时得到大量壳孢子,满足人工采苗的要求。因此,了解丝状体的生长发育同环境条件的关系,对培养好丝状体是非常必要的。

温度是影响丝状体生长发育的一个重要环境因子。关于这方面的研究工作,过去已有一些报道。1954年,须藤俊造等<sup>[1]</sup>的研究指出,甘紫菜的丝状体在12—22℃的温度放散的孢子多,适温是17—20℃,在9℃和24℃放散量减少,在27℃不放散。1956年曾呈奎等<sup>[1]</sup>报道,已生长了膨大藻丝的甘紫菜丝状体,还要在10—22℃的低温范围内经过11—14天才能形成和放散壳孢子,形成和放散的适温是20℃,壳孢子连续放散需在25℃以下的温度内进行。之后,在1963年的研究中又进一步证明,不同种类紫菜的丝状体各有其形成和放散壳孢子的适温范围。1956年黑木宗尚等<sup>[4]</sup>对甘紫菜丝状体的研究得到了类似结果;丝状体,特别是其主枝在15—24℃生长的好,27℃生长受到抑制。形成孢子囊枝(即膨大藻丝)的温度是15—27℃,21—27℃形成的早,18℃略晚一些,15℃形成的最晚,形成的数量以24℃的最多,其次是21℃和27℃。孢子的放散在18—21℃最多,24℃下似略受抑制。将形成孢子囊枝的丝状体进行变温培养时,降低温度有促进壳孢子放散的作用,反之,升高温度则抑制放散,尤以24℃以上最明显。同年,竹内卓三等<sup>[5]</sup>对甘紫菜丝状体致死条件的实验证明,丝状体可以在36℃下生活八小时。

从以上的研究中可以看出,在丝状体生长发育的过程中,对温度的要求是在不断变化的,从产生丝状体到放散壳孢子存在着不同的发育时期,并各有其温度范围和适宜温度。但这些报告都没有明确提出丝状体生长发育的时期问题。早在五十年代后期,曾呈奎等首先注意到这个问题,并把丝状体产生和放散孢子分成三个阶段,讨论了它们的温度条件,但不足之处是没有把丝状藻丝的生长作为一个时期来讨论。黑木等<sup>[4]</sup>也讨论了丝状体生长的温度问题,但是没有提到壳孢子的形成。我们认为这是一个值得深入研究的问题,这将对进一步阐明紫菜丝状体生长发育的规律性,为更好地控制丝状体的生长发育并取得良好的培养效果提供依据。为此,我们在1963—1964年将条斑紫菜丝状体划分为四个时期,研究了它们与温度的关系。现分述如下:

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第455号。本文承吴超元、张德瑞、周百成等同志审阅并提出宝贵意见,在此表示感谢。

## 一、实验材料和方法

### (一) 实验材料

以青岛产的条斑紫菜为种菜, 分别于 1963 年 4 月 24 日, 5 月 29 日和 1964 年 3 月 13 日、4 月 10 日和 4 月 29 日采果孢子培养的。种菜取回后将叶片表面冲洗干净, 放在消毒海水内放散果孢子。当检查海水内出现大量果孢子时, 取出种菜, 孢子液经 25 号筛网过滤后倾入放有文蛤壳的瓷盘内采苗。文蛤壳一部分预先切成径长为一厘米的方块, 便于做壳孢子放散量的检查, 另一部分磨成半透明的薄片, 便于在显微镜下检查丝状体的生长情况。待果孢子附着两天后将壳片移到直径 3 厘米, 高 10 厘米的玻璃管内, 放到恒温水槽内进行培养。玻璃管内盛半满的高压消毒海水, 分别按 0.001 克分子和 0.0001 克分子的浓度添加  $\text{KNO}_3$  和  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 以保证丝状体能够得到足够的营养盐类。每周更换一次新液。用 40 瓦日光灯自玻璃恒温槽底部照光, 每天光照 10 小时, 光强 1200—1300 米烛。培养水温 1963 年为 5、10、15、20、25 和 30°C, 实验期间增加了 23°C; 1964 年为 10、12.5、15、17.5、20、22.5、25、27.5 和 30°C。每天 8、12、18 时测量各个恒温槽的水温。实验期间, 各槽的平均水温变动在  $\pm 0.5^\circ\text{C}$  之内。

### (二) 检查方法

果孢子萌发后, 开始定期测量从果孢子到主枝顶端的长度。1963 年 4 月 24 日采苗的实验材料任意选择主枝最长的测量, 5 月 29 日采苗的定点测量 3—6 个丝状体, 以长度的平均值表示生长速度。测量过程中用柏兰尼液溶解贝壳, 观察膨大藻丝和壳孢子形成的时间。我们把出现 1—2 细胞的膨大藻丝的时间作为膨大藻丝开始形成的时间, 当膨大藻丝的细胞内出现明显的“双分”时即为壳孢子形成的时间, 并开始做壳孢子放散量检查。根据壳孢子放散的周期性<sup>[1]</sup>, 每天上午八时到下午二时为放散时间。每一温度取三块壳片, 分别扣放在凹玻璃内进行放散, 放散结束时将壳片移回原玻璃缸内继续培养, 并在显微镜下计出三片凹玻璃内的壳孢子数, 取其平均数。放散时, 将凹玻璃置于恒温槽内带盖玻璃缸内, 缸底加少许水, 以防止凹玻璃内水份蒸发影响放散结果。根据测量玻璃缸内的温度与恒温槽的温度相差  $\pm 0.5^\circ\text{C}$ 。

## 二、实验结果

### (一) 温度对丝状藻丝生长的影响

从图 1 的两组曲线中看到, 丝状藻丝生长的温度范围比较宽, 在 10—30°C 的温度下都能生长, 测量期间各温度内的主枝生长一直都在增加, 其中 20°C 生长最快, 25°C 次之, 15°C 又次之。10°C 和 30°C 下生长都很慢, 培养 16 天后 30°C 的生长速度超过了 10°C

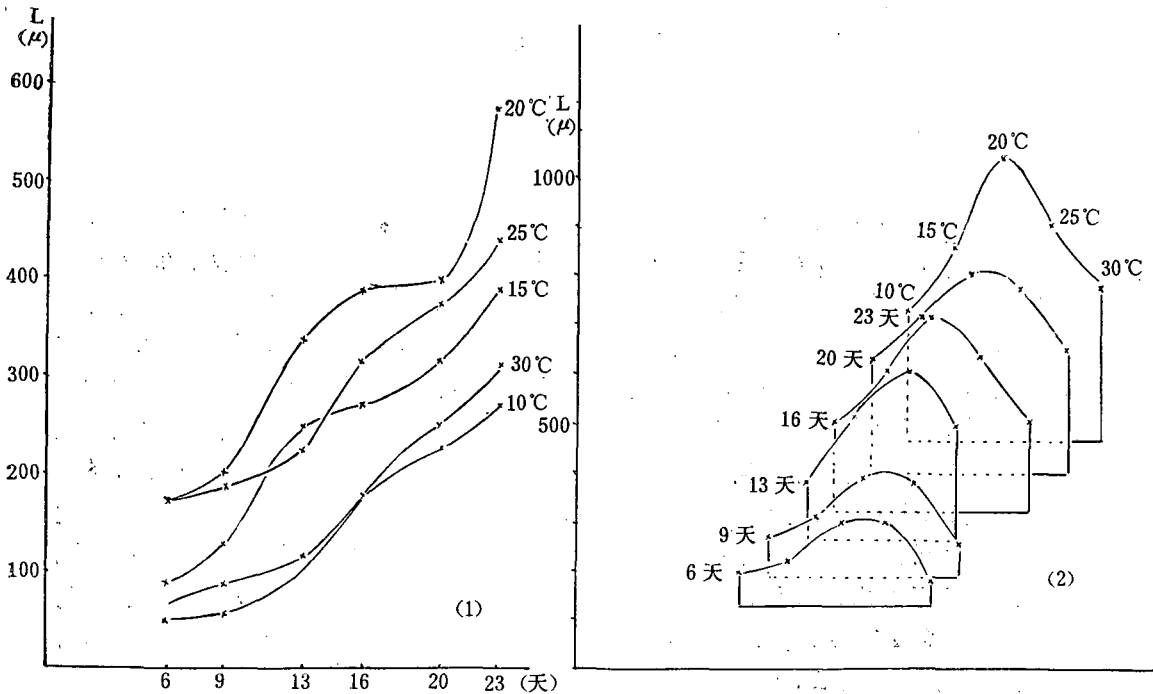


图 1 不同温度下丝状体的生长

a. 主枝长度的生长; b. 主枝生长同温度的关系。

的。根据显微镜下观察丝状藻丝分枝数也是 20°C 和 25°C 的最多(表 1, 图版 I)。

同年 5 月 29 日采苗的另一批实验结果进一步表明, 丝状藻丝生长的温度范围可从 5°C 到 30°C, 但仍以 20—25°C 的生长最好。因此, 丝状藻丝生长的温度范围至少应是 5—30°C, 其中 20—25°C 是丝状藻丝生长的适宜温度。

表 1 不同温度下丝状体的分枝数

分枝数 温度(°C)	培养天数					
	5	6	9	13	16	20
10	2	3	4	7	交叉	
15	3	5	7	交叉		
20	5	7	10	交叉		
25	5	7	11	交叉		
30	2	3	4	5	8	交叉

采果孢子时间: 1963, 4, 24。

## (二) 温度对孢子囊枝(膨大藻丝)形成的影响

丝状体形成孢子囊枝的温度范围比丝状藻丝生长的温度范围窄, 在 10—30°C 的温度范围内, 只有在 12.5°C 以上的温度内形成了孢子囊枝, 形成的时间为 20 天到 59 天, 形成的下限温度明显的比丝状藻丝的高(见表 2), 从出现孢子囊枝的时间来看, 15—27.5°C 都

形成的比较快。但根据显微镜下观察出现的孢子囊枝数量和每个孢子囊枝的分枝数,以及以后形成的数量,20℃和25℃的比其他温度的都多。所以,可以认为20—25℃也是膨大藻丝形成的适宜温度。

表2 不同温度下孢子囊枝形成的时间(天)

采果 孢子日期	实验结果 (天)	培养温度(°C)								
		10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5	30
64.4.10	未形成	32	21	20	20	20	20	20	20	59
64.4.29	未形成	44	26	26	26	26	26	26	27	大部死亡

### (三) 温度对壳孢子形成的影响

形成壳孢子的温度范围是12.5—22.5℃,在10℃以下或25℃以上的温度下,一直不能形成壳孢子(见表3)。形成的温度范围比形成膨大藻丝的温度范围更窄,这主要是形成壳孢子的温度上限明显的降低了。形成壳孢子的速度以15—22.5℃的比較快,4月10日采苗的为25—29天,4月29日采苗的为40—41天(表3)。但根据以后的显微镜下的观察表明,壳孢子形成的数量以15—20℃的最多。因此,我们认为15—20℃是壳孢子形成的适宜温度。

表3 不同温度下壳孢子形成的时间(天)

采果 孢子日期	实验结果 (天)	培养温度(°C)								
		10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5	30
64.4.10	未形成	41	29	25	25	25	未形成	未形成	未形成	未形成
64.4.29	未形成	55	40	40	40	41	未形成	未形成	未形成	未形成

### (四) 温度对壳孢子放散的影响

一直培养在恒温条件下的丝状体放散壳孢子壳的温度也是12.5—22.5℃,低于或高于这一温度都不放散,放散最多的是15—20℃之间(图2和表4)。这一结果几乎和壳孢子的形成温度完全一致。但所用的实验材料是一直在恒温条件下培养的丝状体,首先

表4 不同温度下壳孢子的放散量(个/厘米<sup>2</sup>)

采果孢 子日期	放散量 (个/厘米 <sup>2</sup> )	培养温度(°C)							
		10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5
64.3.13	0	531	8430	25700	15000	6190	0	0	0
64.4.10	0	2280	19100	74400	24700	3490	0	0	0

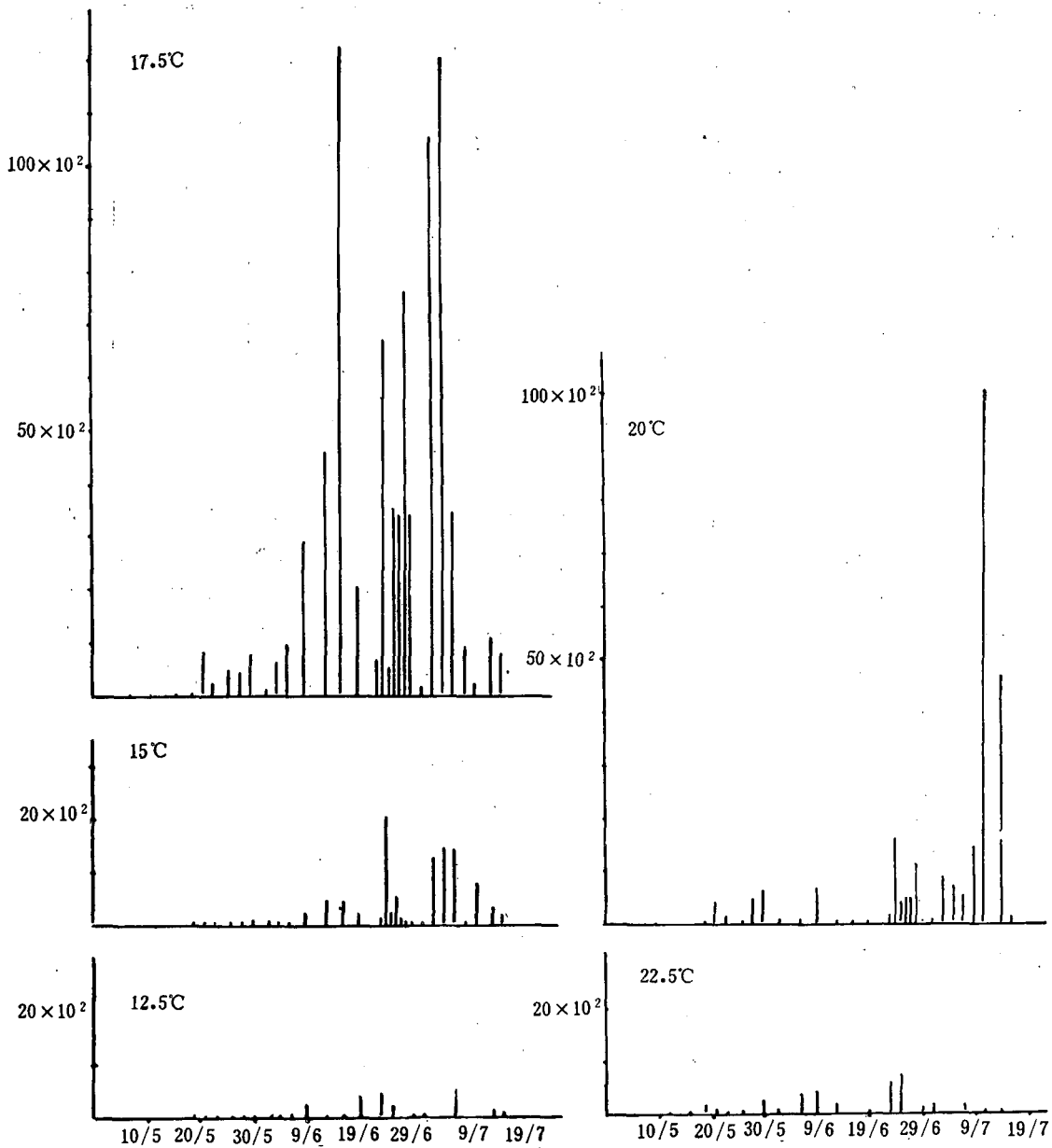


图2 不同温度下壳孢子的放散量

要受到壳孢子形成温度的制约，因而只能代表温度对壳孢子形成和放散两个过程的总影响，并不能完全代表壳孢子放散的真实温度范围。根据在变温条件下进行的实验表明（表5，III、IV），已经放散壳孢子的丝状体移到5、10和23℃内都能继续放散壳孢子。这说明壳孢子放散的温度范围要比壳孢子形成的温度范围宽，尤以温度下限更低得多。但这些丝状体移到25℃内就停止了放散，因此，25℃是抑制壳孢子放散的温度，是壳孢子放散的上限温度。这就证明了壳孢子的放散温度范围和壳孢子形成的温度范围并不一样，从而证明壳孢子形成和放散，是客观存在的两个不同时期。

### (五) 不同时期变温培养对丝状体放散壳孢子的影响

为了进一步证明丝状体的不同发育时期和温度的关系, 我们还进行了一批变温培养实验, 结果如表 5。

表 5 丝状体不同发育时期改变培养温度对壳孢子放散的影响

原来培养温度(°C)	丝状体原来发育情况	改变后培养温度(°C)	壳孢子放散情况
10	丝状藻丝	15	升温后 37 天放散
		20	升温后 44 天放散
		20	升温后 25 天放散
25	大量形成膨大藻丝	15	降温后 7 天放散
		20	降温后 6—7 天放散
30		23	降温后未放散
		25	降温后未放散
20	大量放散壳孢子	5	降温后继续放散, 后停止
		10	降温后继续放散, 23 天停止
15		降温后继续放散, 19 天停止	
20	大量放散壳孢子	25	升温后停止放散
		23	升温后继续少量放散, 9 天停止
15		25	升温后停止放散
		23	升温后继续少量放散, 8 天停止
15→10	停止放散壳孢子	15	升温后 7 天放散
15→23		20	降温后 8 天放散
20→25		20	降温后 2 天放散

从表 5 可以看出:

1. 只有丝状藻丝和不定形细胞的丝状体, 在 15—20°C 的温度条件下经 25—44 天放散了壳孢子, 这说明在丝状藻丝时期之后的膨大藻丝形成, 壳孢子形成和放散三个发育时期共需 25—44 天; 膨大藻丝已充分成长的丝状体, 在 15—20°C 的温度条件下, 经 6—7 天放散了壳孢子, 这说明壳孢子形成和放散两个发育时期共需要 6—7 天。因此, 膨大藻丝形成时期约需 18—38 天, 远比后两个发育时期的时间长。

2. 已经大量放散壳孢子的丝状体, 移到 5、10 和 23°C 内可以继续放散壳孢子, 但经过一定时期就停止放散, 如果再回到 15—20°C 内, 不久又恢复放散。这说明, 5、10 和 23°C 能抑制壳孢子的形成, 但不抑制壳孢子的放散。

3. 25°C 既抑制壳孢子的形成, 又抑制壳孢子的放散。被 25°C 抑制了壳孢子形成的丝状体, 在 15—20°C 条件下 6—7 天形成和放散了壳孢子, 而被抑制了壳孢子放散的丝状体, 在 15—20°C 的条件下只 2 天就可以放散。这说明壳孢子形成需要的时间比壳孢子放

散需要的时间长。

4. 被 30°C 抑制了壳孢子形成的丝状体, 移到 23°C 和 25°C 内没有放散壳孢子, 因为 23°C 和 25°C 抑制了壳孢子的形成。

### (六) 经过高温培养对丝状体放散壳孢子数量的影响

经过高温培养的丝状体和一直培养在 15—20°C 的丝状体, 放散壳孢子的数量和最高日放散峰值有显著的不同, 前者的放散量多, 最高日放散峰值高, 后者的放散量少, 最高日放散峰值低。实验期间由 27.5°C 降温的, 每平方厘米贝壳共放了 3.3—7.4 万个孢子, 最高日放散峰值为 1.51—2.50 万, 由 25°C 降温的共放散了 16.3—17.4 万个孢子, 最高日放散峰值为 5.25—8.96 万, 而一直在 15—20°C 培养的共放散了 1.81—4.77 万个孢子, 最高日放散峰值为 0.64—1.11 万(见表 6)。这一实验结果表明, 经过 25°C 以上高温培养的丝状体降到 15—20°C 内, 可以集中大量形成和放散壳孢子。从表 6 还可看出, 由 25°C 降的仅 1—2 天就可放散壳孢子, 这说明, 从壳孢子形成到放散这两个发育时期, 最短可在 1—2 天内完成。由此可见, 25°C 和 27.5°C 的高温条件可能对丝状体整个生长发育过程有利, 其中尤以 25°C 最宜。

表 6 不同培养温度下的丝状体壳孢子放散量(个/厘米<sup>2</sup>)

放散日期	培养温度(°C)								
	15	17.5	20	27.5→15	27.5→17.5	27.5→20	25→15	25→17.5	25→20
VI, 23	123	741	310	0	0	0	0	0	0
24	1620	6000	1120	0	0	0	0	14	4
25	348	385	480	0	0	0	1100	562	544
26	507	4090	421	0	0	0	648	382	355
27	204	3800	298	0	18	0	649	489	585
28	244	6130	609	119	424	61	—	—	—
29	134	3370	218	445	207	83	2950	582	1170
VII, 1	83	369	18	408	76	32	2710	1710	366
3	746	5760	503	25000	885	538	51200	34700	28000
5	6400	8960	424	16000	948	1160	52500	89600	56300
7	4800	5480	563	8560	1860	4040	22800	20600	21800
9	111	733	1080	2010	3600	2210	5260	4530	24900
11	1430	267	11100	12700	15200	17900	10700	5750	29000
14	954	826	2410	6010	4700	22400	10700	3630	8070
16	361	818	107	2790	5050	6590	4180	508	3070
总 数	18100	47700	19700	74000	33000	55000	165000	163000	174000

## 三、讨 论

人工培养的紫菜丝状体的生长发育过程, 受各种外界条件如光照时间、光强、水温、营养盐等的影响, 其中水温是一个最基本的因素。紫菜丝状体由果孢子钻入贝壳开始生长,

直到发育成熟放散壳孢子,要渡过几个月的时间,经过好几个发育时期,每个时期要求的温度条件并不一样。前人的工作实际上都已接触到并讨论了这一现象,但总的来说还是不够系统和深入的,主要是没有从划分阶段的角度去进行研究和讨论。为了对条斑紫菜丝状体的不同生长发育时期和温度的关系有一个比较系统的认识,根据对丝状体已有的认识,把它分为丝状藻丝生长,孢子囊枝(膨大藻丝)形成,壳孢子形成(孢子囊内分成2个细胞)和壳孢子放散四个时期分别进行观察。从我们的实验结果来看,这种划分基本上是符合实际情况的,加深了我们对条斑紫菜丝状体生长发育规律的认识,为进一步控制和调节紫菜丝状体的生长发育过程建立了初步基础。根据本实验所得的结果,我们认为还有以下一些问题值得讨论:

1. 条斑紫菜丝状体不同发育时期的温度范围和适温范围是不完全相同的。根据实验结果作一个图解,如图3所示。

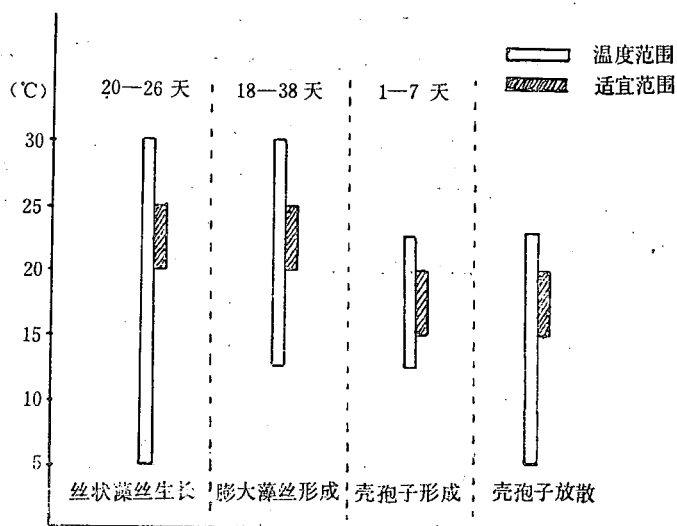


图3 丝状体不同发育时期的温度范围和适宜温度

由图3可以看出,前两个时期的适温是相同的,都是20—25°C,后两个时期的适温也是相同的,都是15—20°C,后两个时期要求的温度比前两个时期低,这一现象和前人的观察是一致的。但是从整个温度界限来看,四个发育时期各有不同,总的趋势是丝状藻丝生长时期的温度范围最宽,孢子囊枝的形成窄一些,壳孢子的形成最窄,壳孢子放散时又宽一些,孢子囊枝形成的温度下限比丝状藻丝生长的温度下限有明显的提高,壳孢子形成的温度上限比孢子囊枝的上限明显下降,而壳孢子放散的温度下限又有明显下降。在自然界,紫菜丝状体的丝状藻丝生长的时间一般为春季到夏季(水温由低到高),孢子囊枝大批形成的时间在夏季(水温最高),壳孢子的形成和放散则在秋季(水温由高到低)。不同发育时期要求不同的温度正是长期适应这种自然环境的结果。

2. 从不同发育时期需要的时间来看,在我们的实验条件下如果是在适温条件,丝状藻丝充分成长大约需要20—26天,孢子囊枝充分成长约需18—38天,壳孢子形成大约要6—7天,最少1—2天,壳孢子放散实际上可看作是一个成熟壳孢子放出的过程,一旦成



熟温度合适即可放散,是一个非常短暂的过程。在实验条件下,从果孢子钻入贝壳到成熟放散总共需要约 50—60 天。但是在自然界或大面积培养条件下,水温的变化是由低到高又由高到低缓慢地进行,丝状体完成其整个生长发育过程需要经过 5—6 个月甚至更长的时间。

3. 黑木等提出降温可以促进壳孢子放散。我们认为,壳孢子形成和放散是两个相互衔接而又有区别的过程,这两个过程又比较短,尤以壳孢子放散更为短暂,几乎是紧跟着壳孢子成熟而发生的瞬间过程。前人在讨论放散问题时,往往把壳孢子形成和放散两个过程都包括在内,而黑木等并没有提出壳孢子形成的问题,仅提到变温对放散的影响是在变温 2—6 天后出现的。这实际上是包括了形成和放散两个过程。因此,我们认为与其说降温促进放散不如说降温促进了壳孢子形成更为恰当。

4. 前面已经提到,在 25°C 以上的高温下培养后再降温,丝状体不久就可以大量形成和放散壳孢子,其中尤以 25°C 培养的效果最好。另外,已经放散壳孢子的丝状体,升到 25°C 内可以立即停止放散,回到 15—20°C 内又很快恢复放散。因此,25°C 对条斑紫菜丝状体的生长发育,是一个有重大意义的温度,它一方面可以把接近形成壳孢子的孢子囊枝大量贮存起来,起到“原料库”的作用,为壳孢子大量形成和放散备足了原料;另一方面还可以把接近放散的壳孢子控制在丝状体贝壳内不让放出,起到了“闸门”的作用,一旦降到适宜温度,壳孢子就可集中涌出。根据这一规律就有可能对丝状体生长发育过程进行有效的控制,我们相信这将是一个很有利用前途的方法。

#### 四、结 语

1. 条斑紫菜丝状体阶段可分为四个发育时期,即丝状藻丝生长、孢子囊枝(膨大藻丝)形成、壳孢子形成(孢子囊内分成 2 个细胞)和壳孢子放散,它们各有其自己的温度条件。丝状藻丝生长的温度范围至少是 5—30°C,适温为 20—25°C;孢子囊枝形成的温度范围是 12.5—30°C,适温也是 20—25°C;壳孢子形成的温度范围是 12.5—22.5°C,适温是 15—20°C;壳孢子一旦形成,25°C 以下温度都可放散,其范围约在 5—23°C,温度下限可能还会低些,适温也是 15—20°C。

2. 10°C 是抑制孢子囊枝形成的温度,也是抑制壳孢子形成的温度,但不抑制壳孢子的放散。25°C 是抑制壳孢子形成的温度,也是抑制壳孢子放散的温度,但不抑制孢子囊枝(膨大藻丝)的形成,孢子囊枝在水温降到 15—20°C 内,还可以大量集中形成和放散壳孢子。

#### 参 考 文 献

- [1] 曾呈奎、张德瑞, 1956. 紫菜壳孢子的形成和放散条件及放散周期性。植物学报 5(1): 33—48。
- [2] 曾呈奎、赵汝英, 1963. 温度因子对不同种类紫菜的壳孢子形成和放散的影响的比较研究。植物学报 11(3): 261—271。
- [3] 须藤俊造、丸山武男、梅林脩, 1954. アサクサノリの“Conchocelis-phase”カウの孢子放出について。日本水産学会誌 20(6): 490—493。
- [4] 黑木宗尚、平野和夫, 1956a. アサクサノリの丝状体の生长, 单孢子囊形成、单孢子放出と水温との関係。东北海区水产研究所研究报告 8: 45—61 (转引自浅海完全养殖)。
- [5] 竹内卓三、下中元信、福原昭典、山崎浩, 1956. アサクサノリ(*Porphyra tennera* Kjellm) 丝状体の生态——III. 丝状体致死条件について。日本水産学会誌 22(1): 16—20。

## THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE CONCHOCELIS OF *PORPHYRA YEZOENSIS* UEDA\*

Ren Guozhong, Cui Guangfa, Fei Xiugeng, C. K. Tseng

(*Institute of Oceanology, Academia Sinica*)

Li Chupu and Liu Qingchen

(*South China Sea Institute of Oceanology, Academia Sinica*)

### ABSTRACT

Growth and development of Conchocelis of *Porphyra* are influenced by various environmental conditions, such as temperature, nutrients, light intensity and light period, and so on, among which the temperature factor is a very important one. We have divided the conchocelis-phase into 4 different growth and development stages. The effects of temperature on the conchocelis of *Porphyra yezoensis* Ueda in different stages were studied, and the results summarized as follows.

**1. Growth of the algal filaments** The algal filaments may grow continually in a temperature range from 5°C to 30°C, but the favorable temperature range is 20—25°C.

**2. Formation of the sporangial branchlets** (the swollen algal filaments) The formation of the sporangial branchlets takes place in the range of 12.5—30°C, and the favorable range is also 20—25°C.

**3. Formation of the conchospores** The conchospore formation indicated by dividing into 2 spores in each sporangium takes place only in the range of 12.5—22.5°C. Its favorable temperature is 15—20°C, apparently lower than that of the former two stages.

**4. Discharge of the conchospores** Conchospore discharge takes place in the range of 5—23°C, and in general its favorable range is also 15—20°C.

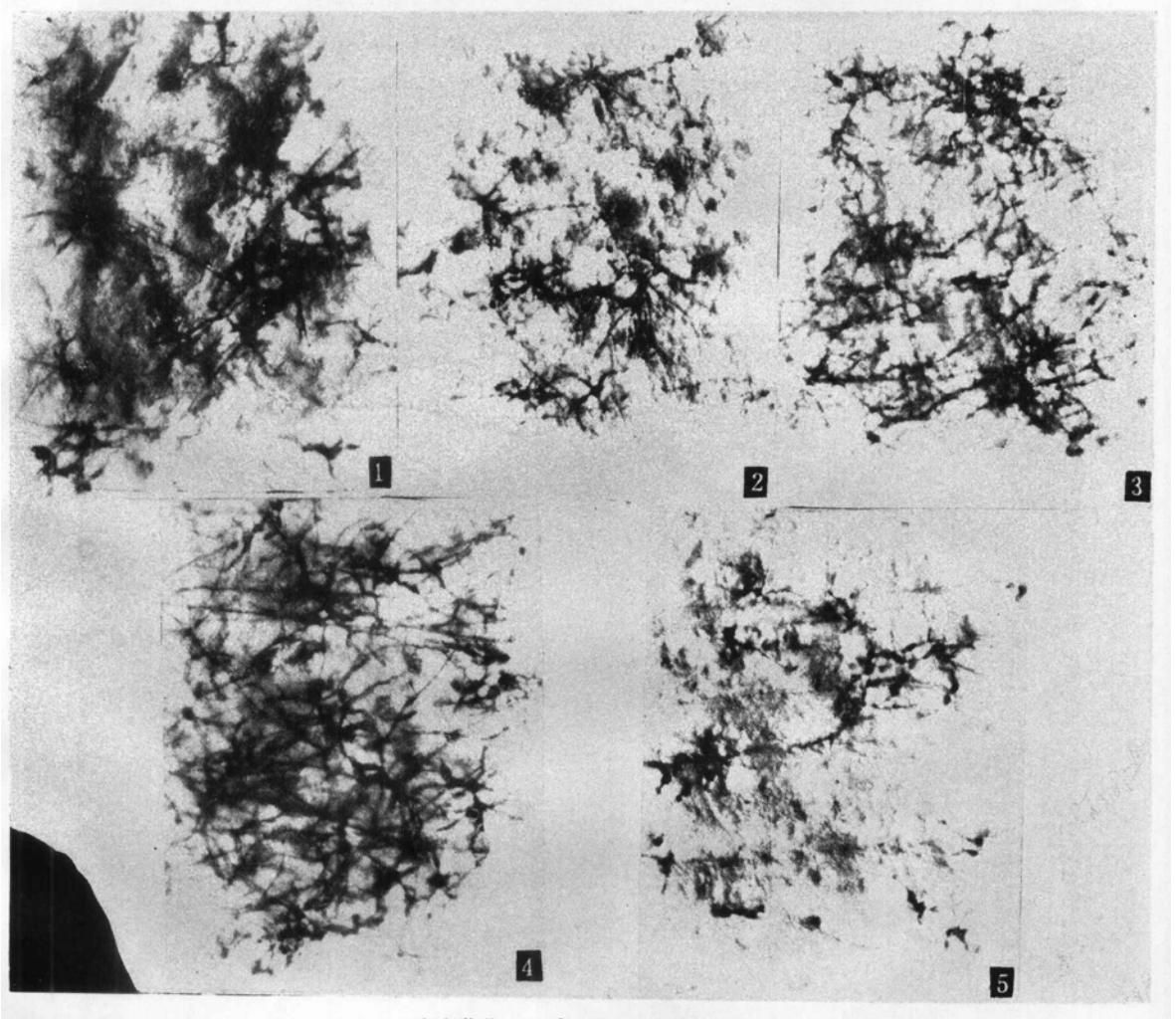
The experiments of culture under changing temperature show that both the formation of sporangial branchlets and the formation of conchospores are inhibited in 10°C, but the matured conchocelis may discharge conchospores in the same temperature.

The algal filaments and sporangial branchlets can grow and develop well in 25°C, which temperature, however, inhibits the formation and discharge of conchospores. However, when the conchocelis cultured in the temperature above 25°C from the beginning is transferred to 15—20°C, it will form and discharge conchospores in a large amount. Therefore, 25°C seems to be a critical temperature for controlling the maturation and discharge of conchospores.

In mass culture, or under natural conditions the conchocelis may not complete its

\* Contribution No. 455 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.

developmental process in less than 5—6 months at room temperature whereas under our experimental conditions it has completed the developmental process in a period of only 50—60 days, during which the growth of algal filaments requires about 20—26 days, the formation of sporangial branchelets about 18—38 days and the formation of conchospores about 1—7 days respectively. After maturation, the conchospores will discharge immediately.



条斑紫菜 *Porphyra yezoensis* Ueda

丝状体在同一培养时间内(均为13天)、不同温度条件下的发育情况

1.10°C; 2.15°C; 3.20°C; 4.25°C; 5.30°C。